第 37 卷第 19 期 生 态 学 报 Vol.37,No.19
2017 年 10 月 ACTA ECOLOGICA SINICA Oct.,2017

DOI: 10.5846/stxb201607031366
刘磊, 辛晓静, 王宇坤, 曲耀冰, 杨雪, 李隔萍, 赵念席, 高玉葆.不同邻居物种的基因型多样性对冷蒿生长的影响.生态学报,2017,37(19):6544-6551.
Liu L, Xin X J, Wang Y K, Qu Y B, Yang X, Li G P, Zhao N X, Gao Y B.Effects of genotypic diversity of neighboring species on the growth of *Artemisia frigida* plants.Acta Ecologica Sinica,2017,37(19):6544-6551.

不同邻居物种的基因型多样性对冷蒿生长的影响

刘 磊, 辛晓静, 王宇坤, 曲耀冰, 杨 雪, 李隔萍, 赵念席*, 高玉葆
南开大学生命科学学院, 天津 300071

摘要:植物物种多样性与基因型多样性对群落的结构和功能具有重要的生态作用,近年来植物基因型多样性对植物间相互作用的影响已成为研究者关心的重要科学问题。实验选择退化草原优势种冷蒿(*Artemisia frigida*)为目标植物,稳定群落建群种羊草(*Leymus chinensis*)和群落伴生种洽草(*Koeleria cristata*)为邻居植物,来研究基因型多样性不同的邻居植物对冷蒿生长表现(株高、地上生物量、地下生物量和总生物量)的影响,并通过测量植物相对竞争强度及邻居植物性状变异来进一步探究邻居植物基因型多样性对目标植物影响的内在机制。结果表明:(1)邻居物种为羊草时,基因型多样性对冷蒿的生长表现影响显著,当邻居为 6 基因型时,冷蒿的株高、地上生物量以及总生物量显著低于单基因型和 3 基因型时的表现($P<0.05$),且相对竞争强度高于其他两种处理;而邻居物种为洽草时,基因型多样性对冷蒿所有观测指标以及相对竞争强度的影响均不显著($P>0.05$)。(2)利用主成分分析法来分析基因型多样性对自身性状变异的影响发现,邻居物种为羊草时,基因型多样性对性状变异响应显著,主要表现为 3 基因型时,羊草种群的株高、总生物量、地上生物量显著高于单基因型时的表现($P<0.05$);而邻居物种为洽草时,基因型多样性对性状变异影响不显著($P>0.05$)。(3)邻居物种为羊草时,羊草总生物量和比叶面积与冷蒿的地上生物量和总生物量呈显著负相关($P<0.05$);邻居物种为洽草时,洽草各性状与冷蒿性状间无显著相关性($P>0.05$)。实验结果揭示,基因型多样性对目标植物生长的效应受邻居植物种类的影响,稳定群落建群种羊草高基因型组合能显著抑制冷蒿的生长,这可能与羊草高基因型多样性种群性状变异大且对冷蒿有较高的相对竞争强度有关。所得结果为建群种基因型多样性影响种间相互作用提供了实验证据,为草原的合理利用和保护提供了理论指导。

关键词:邻居植物;目标植物;植物间相互作用;基因型多样性;竞争;性状

Effects of genotypic diversity of neighboring species on the growth of *Artemisia frigida* plants

LIU Lei, XIN Xiaojing, WANG Yukun, QU Yaobing, YANG Xue, LI Geping, ZHAO Nianxi*, GAO Yubao
College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, China

Abstract: Anthropogenic activities are dramatically altering patterns of biodiversity around the globe, triggering extensive research on the consequences of changes in biodiversity of ecosystem and community processes. Multiple investigations on the ecological effects of both plant genetics and species diversity have shown, for example, that more diverse systems are generally more productive, and support more abundant and more diverse animal communities. In recent years, some research have shown showed that the outcome of plant-plant interactions varies with the diversity of dominant neighbor genotypes. Plant diversity, either genotypic or species diversity, could mediate plant-plant interactions in communities via at least two mechanisms. First, increased relative competition intensity between neighboring plants and target species typically leads to higher productivity of neighboring plants. Alternatively, increased trait variation of neighboring plants rather than

基金项目:国家自然科学基金项目(31570427)
收稿日期:2016-07-03; **网络出版日期**:2017-05-27
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhaonianxi@ nankai.edu.cn

increased competition in different communities may explain the change in plant-plant interactions. In the present study, we hypothesized that genotypic diversity of the neighboring plants may affect the growth of the target species by changing the coefficient of trait variation of the community. In this study, we conducted a factorial microcosm experiment with three combinations of genotypes (1, 3, 6 genotypes = G1, G3, G6) of two neighboring plants (*Leymus chinensis* and *Koeleria cristata*), and one genotype of the target species, *Artemisia frigida*. Furthermore, we investigated the growth performance (aboveground biomass, belowground biomass, total biomass, and plant height) and relative competition intensity (RCI) of *A. frigida* when surrounded by different levels of genetic diversity for *L. chinensis* or *K. cristata*. We analyzed six traits (aboveground biomass, belowground biomass, total biomass, plant height, root length, and specific leaf area [SLA]) of *L. chinensis* or *K. cristata* at different levels of genotypic diversity using principal component analysis (PCA). In addition, the correlations between the four traits of *A. frigida* and six traits of *L. chinensis* or *K. cristata* were calculated by means of Kendall rank correlation coefficient analysis. The results revealed the following: (1) The performance of *A. frigida* was dependent on neighboring plants. Higherg genotypic diversity of *L. chinensis* significantly decreased aboveground biomass, total biomass and plant height of *A. frigida*, and *A. frigida* grew the least when the genotype number of *L. chinensis* was six. For G6 of *L. chinensis*, the RCI of aboveground, belowground and total *A. frigida* was significantly greater than that for the G1 treatment ($P<0.05$). However, for *K. cristata*, genotypic diversity did not exhibit significant effects on the performance or RCI of *A. frigida*. (2) The trait variation of neighboring plants was also dependent on the species and their genotypic diversity. When the neighboring plant was *L. chinensis*, genotypic diversity significantly affected trait variation, and trait variation increased with an increasing number of genotypes, whereas no significant differences were detected when the neighboring plant was *K. cristata*. (3) The results of the Kendall correlation coefficient analysis revealed significant negative correlations between total biomass and SLA of *L. chinensis* and aboveground biomass and total biomass of *A. frigida*. These results provided experimental data on the effects of genotypic diversity of neighboring plants on the target species, and we outlined how more traits or relative competition intensity mediating plant-plant interactions could be identified. Future studies may use population genetic survey of genotype distribution in fields and methods from trait-based ecology to better quantify the impact of intraspecific genetic variation on plant-plant interactions, so as to facilitate and enhance ecological restoration in the typical steppe of northern China in the context of global change.

Key Words: neighboring plant; target plant; plant-plant interactions; genotypic diversity; competition; traits

群落植物多样性(物种多样性或者种内基因型多样性)对群落的结构和功能具有重要的生态作用,多数研究表明高多样性对增加群落或种群的生产力[1-3]、维持生态系统的稳定性[4-7]等方面具显著的正效应。众所周知,植物-植物相互作用(plant-plant interaction)随环境条件的变化是塑造群落结构和动态特征的主要动力之一[8-9],随着全球气候变化和人类活动的加剧,生物多样性急剧降低,近年来,物种多样性或者物种基因型多样性是否会影响植物-植物相互作用进而影响群落结构逐渐成为生态学领域的热点问题[10-12]。

已有研究表明,植物多样性作为重要的一个生物环境因子,会对邻居植物(neighboring plant)产生影响[4,13-14]。Lipowssky 等对耶拿(Jena experiment)生物多样性试验田的研究显示,处理组为高物种多样性(60 种植物)时,被移入的 5 种草本植物的生长会受到抑制,表现为株高降低、叶片数减少[13]。Parachnowitsch 等在研究目标植物(target plant)月见草(*Oenothera biennis*)与不同基因型多样性的邻居植物月见草共同生长时发现,目标植物月见草的 9 个性状(比叶面积、株高、生物量、节间长度等)的生长表现受到邻居植物月见草基因型多样性的影响,但未达显著水平[14]。Crutsinger 等对分别由 1,3,6,12 基因型组成的北美一枝黄花(*Solidago altissima*)样方中外来植物的生长情况调查发现,北美一枝黄花的基因型多样性显著抑制外来物种的生长[4]。就目前的研究结果来看,邻居植物多样性对目标植物的影响结果并不完全一致,这可能与所选植物的种类有关。就已有的邻居植物多样性显著影响目标植物表现的结果进行分析,其影响机制主要集中在两

个方面:一、邻居物种的多样性影响自身性状的变异,进而影响了邻居物种与目标物种的相互作用[15-17];二、邻居物种的多样性改变了邻居物种与目标物种的相对竞争强度,邻居物种的多样性能够通过生态位互补增加种群的竞争强度[18-20]。

典型草原是我国北方草原主要的草原类型之一,近半个世纪以来,频繁的人类活动、气候异常等使得典型草原退化加剧[21-23],典型草原原生群落中作为伴生种的冷蒿(*Artemisia frigida*)在群落中的多度逐渐增加,甚至成为优势种或者建群种[24],从而改变草原的结构和功能。及时了解冷蒿与群落内其他物种的关系是否与它们的基因型多样性有关联,已经成为恢复生态学家亟需解决的问题。

因此,本研究选取冷蒿为目标植物,选取在典型草原原生群落中具有不同功能的两个物种(群落建群种羊草(*Leymus chinensis*)以及群落伴生种洽草(*Koeleria cristata*)[25]作为邻居植物,通过分析(1)邻居植物的基因型多样性对冷蒿生长表现以及冷蒿竞争能力的影响,(2)邻居植物多样性对自身性状变异的影响,来探究物种基因型多样性对植物种间关系的影响及其内在机制。已有研究表明建群种羊草不同基因型间变异很大,具有物种相似的生态功能[18],因此提出科学假设:基因型多样性高的羊草种群性状变异大,并且能显著提高对冷蒿的相对竞争强度。

1 材料与方法

1.1 实验材料

目标植物:冷蒿,由一粒种子萌发得到冷蒿基株,后通过扦插繁殖得到该基株的大量相同基因型分株。邻居植物:羊草和洽草。其中,羊草由野外采集植株,经分子标记确定不同的基株后[26],在经分蘖繁殖得到大量的同一基因型的分蘖;洽草的基株由种子萌发得到,后通过分蘖繁殖得到大量的同一基因型的分蘖;因洽草的有性繁殖为风媒异交,不同种子为同一基因型的几率非常低[25],因此未经分子标记鉴定。

1.2 实验方法

1.2.1 实验种群的构建

本实验分别用羊草和洽草作为邻居物种设置不同的基因型多样性水平,包括单基因型(G1)、三基因型(G3)及六基因型(G6)3 种基因型数目组合,2015 年 8 月 30 日在直径 19 cm 的塑料盆中,放入 2500 g 内蒙古典型草原区羊草草原原生生境地表新鲜土壤,土壤全 C、全 N 含量分别为 10.5、0.74 g/kg。每盆中央分别移栽同样基因型的冷蒿 1 株,在距其周围 2 cm 处,移栽 6 株羊草或洽草单株分蘖。移栽时,邻居植物基株的分蘖(羊草需去除根茎)按基株来源进行标号,修剪使得地上部高度为 10 cm,地下根系长度为 10 cm,地上部叶片数为 4 片。邻居物种为羊草时,G1、G3、G6 组合各 9 盆,共 27 盆。邻居物种为洽草时,G1、G3 和 G6 组合各 15 盆,共 45 盆。为计算冷蒿在与不同基因型多样性邻居物种混种时相对竞争强度的变化,还设置了冷蒿单独种植 15 盆,羊草单独种植 27 盆(G1 9 盆;G3 9 盆;G6 9 盆),洽草单独种植 42 盆(G1 12 盆;G3 15 盆;G6 15 盆)。对移栽 1 周内死去的分蘖重新种植。实验共持续 130 d,实验期间,土壤含水量控制在(10±2)%,无营养添加,定期除去杂草,无高温和遮阳等胁迫;所有盆随机放置,每周更换位置以避免位置效应。

1.2.2 指标的测定

2016 年 1 月 6 日,以盆为单位,分基株统计各物种的株高(cm);以基株为单位选择从内向外第二片完全展开的向阳叶片,测量叶面积,然后 80℃烘干至恒重,万分之一天平称重得到叶片的干重(g),计算比叶面积(SLA) = 叶片干重 / 叶面积。2016 年 1 月 7 日,以盆为单位,分基株收获地上部及地下部,用 EPSON 1680 扫描仪(Epson, Long Beach, USA)以 400 dpi 分辨率扫描获取邻居植物根系图像,并以 WinRHIZO 软件分析得到根长(cm);随后将收获的样品放入烘箱中,105℃杀青 2h,80℃烘干至恒重,用万分之一天平称量,得到地上生物量、地下生物量和总生物量(地上生物量+地下生物)(g)。

1.3 数据分析

以盆为单位,利用公式 RCI = $(P_{mono} - P_{mix}) / P_{mono}$ 计算相对竞争强度[27],式中 P_{mono} 为物种 X(冷蒿、羊草

或者洽草)单种时的生长表现(地上生物量、地下生物量和总生物量);P_{mix}为混种时物种 X(冷蒿、羊草或者洽草)的生长表现。RCI 可反映两个植物(X 和 Y)个体之间竞争资源的能力,它所描述的是一个种群或群落中植物个体间的竞争过程,是植物表现的相对比值。由竞争强度值的大小可以得知以下两个结果:(1)若 $RCI_X = 0$,则表明 X、Y 植物间不存在竞争;若 $0<RCI_X< 1$,则表明该物种 X 受到物种 Y 的竞争抑制影响;若 $RCI_X< 0$ 则表明物种 Y 对物种 X 有促进作用。(2)X、Y 两物种中,具有较大 RCI 值的物种受到的相对竞争影响大。

采用单因素方差分析(one-way ANOVA)中的 Duncan 检验来检测羊草(或洽草)基因型数目对冷蒿株高、地上生物量、地下生物量、总生物量 4 个生长指标的影响;用单样本 t-test 检验检测羊草(或洽草)与冷蒿在不同基因型多样性下的相对竞争强度(地上相对竞争强度、地下相对竞争强度、总相对强度)与 0 差异的显著性[27];利用主成分分析法(Principal Component Analysis,PCA)来分析不同基因型多样性羊草(或洽草)所观测指标(地上生物量、地下生物量、总生物量、株高、根长、SLA)的变异程度[28-29];利用 Kendall rank 相关分析[30]检测邻居物种(羊草或洽草)性状与目标物种冷蒿所测性状之间的相关性。以上数据分析利用 SPSS 21.0 和 Canoco 4.5 完成,在进行统计检验之前对数据进行转换以满足正态分布和方差齐性。

2　结果与分析

2.1　邻居物种基因型数目对冷蒿生长的影响

羊草的基因型多样性对冷蒿的株高、地上生物量、总生物量具有显著影响($P < 0.05$),主要表现在冷蒿的株高随羊草的基因型多样性的增加而降低,在羊草种群的基因型数目为 6(G6)时,冷蒿地上生物量和总生物量显著低于羊草基因型数目为 1(G1)时的相应指标(图 1)。洽草的基因型多样性对冷蒿的各生长响应变量无显著影响(图 1)。

2.2　冷蒿与羊草、洽草的相对竞争强度(RCI)

2.2.1　冷蒿、羊草的相对竞争强度

冷蒿-羊草混种时,冷蒿各指标(地上生物量、地下生物量和总生物量)的相对竞争强度(RCI)处于-0.42— 0.73 之间,羊草种群为 G1 时,冷蒿地上和总生物量 RCI<0,即羊草种群对冷蒿有显著的促进作用,而在羊草种群为 G3、G6 时,冷蒿 RCI>0,即羊草种群显著抑制冷蒿的生长,并且羊草基因型多样性对冷蒿的相对竞争强度影响显著($P<0.05$),主要表现为羊草种群为 G6 时,冷蒿各指标(地上生物量、地下生物量、总生物量)的 RCI 显著大于羊草种群为 G1 时冷蒿的 RCI。羊草种群为 G6 时,羊草的地上生物量和总生物量的 RCI 显著小于 0,即冷蒿对羊草种群具有促进作用(表 1)。

表 1　冷蒿与羊草混合种植时的相对竞争强度(RCI)(平均值±标准误)

Table 1　RCI of *A. frigida* and under the conditions of different genotype diversity of *L. chinensis*

羊草基因型多样性 Genotype diversity of *L.chinensis*	冷蒿地上相对竞争强度 Relative competition intensity (RCI) of *A. frigida*			羊草相对竞争强度 Relative competition intensity (RCI) of *L.chinensis*		
	地上生物量 Aboveground biomass	地下生物量 Belowground biomass	总生物量 Total biomass	地上生物量 Aboveground biomass	地下生物量 Belowground biomass	总生物量 Total biomass
G1	-0.42±0.70a **	0.38±0.13a	-0.19±0.50a **	0.06±0.07	0.07±0.07	-0.07±0.07
G3	0.53±0.05ab **	0.57±0.05ab	0.54±0.05ab **	-0.09±0.17	0.09±0.12	0.00±0.13
G6	0.58±0.07b **	0.73±0.06b	0.62±0.06b **	-1.1±0.08 **	-0.20±0.13 **	-0.11±0.08

G1:单基因型 mono genotype;G3:三基因型 three genotypic combinations; G6: 六基因型 six genotypic combinations;用 t 测验检验各值与 0 的差异,* $P<0.05$, * * $P<0.01$, 同一列相同同字母表示处理间差异不显著($P>0.05$)

2.2.2　冷蒿、洽草的相对竞争强度

冷蒿-洽草混种时,冷蒿各指标(地上生物量、地下生物量、总生物量)的相对竞争强度处于 0.57—0.75 之间,且均显著大于 0,即洽草种群显著影响冷蒿的生长,但洽草基因型多样性对冷蒿竞争强度无显著影响($P>$

0.05)。洽草各指标(地上生物量、地下生物量、总生物量)的相对竞争强度与0差异不显著,即洽草种群的生长受冷蒿影响较小,洽草基因型多样性对洽草的各指标的相对竞争强度无显著影响。

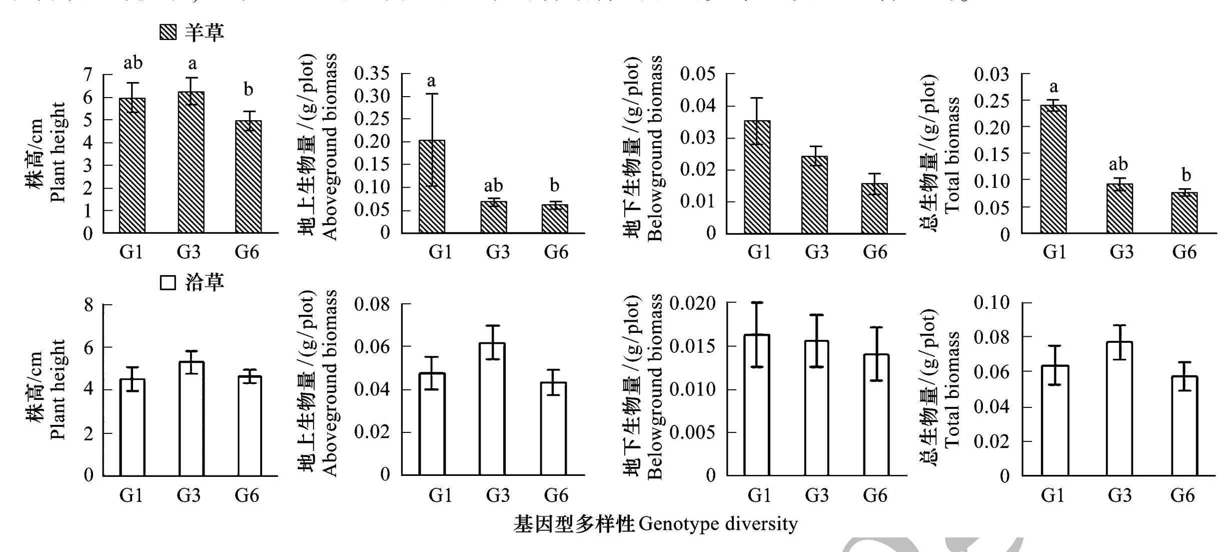


图1 不同基因型多样性的羊草和洽草环境条件下,目标植物冷蒿株高、地上生物量、地下生物量、总生物量

Fig.1 Plant height, aboveground biomass, belowground biomass, total biomass of *A. frigida* neighbored by *L. chinensis* or *K. cristata*

表2 冷蒿与洽草混种时的相对竞争强度(RCI)(平均值±标准误)

Table 2 RCI of *A. frigida* and *K. cristata* under the conditions of different genotype diversity of *K. cristata* (Means±SE)

洽草基因型多样性 Genotype diversity of *K.cristata*	冷蒿地上相对竞争强度 Relative competition intensity (RCI) of *A. frigida*			洽草地下相对竞争强度 Relative competition intensity (RCI) of *K.cristata*		
	地上生物量 Aboveground biomass	地下生物量 Belowground biomass	总生物量 Total biomass	地上生物量 Aboveground biomass	地下生物量 Belowground biomass	总生物量 Total biomass
G1	0.67±0.05 **	0.71±0.07 **	0.68±0.06 **	-0.09±0.16	-0.13±0.12	-0.10±0.12
G3	0.57±0.05 **	0.72±0.05 **	0.62±0.05 **	0.08±0.07	0.04±0.08	0.07±0.07
G6	0.70±0.04 **	0.75±0.05 **	0.71±0.04 **	-0.03±0.05	-0.09±0.07	-0.05±0.05

2.3 基因型多样性对羊草、洽草性状变异的影响

利用PCA对所得测定的羊草(或洽草)的性状进行分析,结果显示羊草PCA的第一轴长为-1.0—1.5,第二轴长为-1.0—1.0,洽草PCA第一轴长为-1.0—1.0,第二轴长为-0.8—0.8,表示羊草性状变异大于洽草性状变异。另外,羊草种群为G6时的个体性状主要分布在第一轴的-0.8—1.0之间,G1时个体性状主要分布在第一轴的-0.5—0之间, G3时个体性状主要分布在第一轴的-0.2—0.7之间,表示G6羊草种群为G6性状变异大于其为G1或G3时羊草种群的性状变异。洽草种群在不同基因型多样性下的性状变异不显著。

2.4 冷蒿与羊草(或洽草)的Kendall等级相关系数

Kendall等级相关分析结果显示,羊草比叶面积、总生物量与冷蒿地上生物量和总生物量之间存在显著负相关关系($P < 0.05$),相关系数接近0.4,其相关关系较强;洽草的各性状与冷蒿的性状均无显著相关性($P > 0.05$)(表3)。

3 讨论

关于植物多样性(物种多样性和种内基因型多样性)对其他物种生长表现的影响的研究刚刚起步,本实验发现邻居植物基因型的增加是否会增强其对目标植物的抑制作用与邻居植物的种类有关。其中,洽草为邻居植物时,其基因型多样性对冷蒿的生长表现无显著影响(图1);然而羊草为邻居物种时,相对于羊草基因型数目为1(G1)时,基因型数目为6(G6)时显著降低了冷蒿的株高、地上生物量及总生物量(图1),这可能与建

群种羊草具有与物种相似的生态功能有关,支持本文的科学假设,表明较高的基因型多样性的邻居植物会抑制目标植物生长,但这种影响与邻居植物的种类有关。其他研究也有类似的结果,如 Cook-Potton 等在对植物多样性对植物间作用影响的研究中,直接比较了邻居植物的基因型多样性和物种多样性对目标植物—月见草的影响,发现在被植物物种多样性高的群落包围时,月见草的性状表现显著降低[31];然而 Parachnowitsch 等在研究目标植物月见草与不同基因型多样性的邻居植物月见草共同生长时发现,虽然目标植物月见草的 9 个性状(比叶面积、株高、生物量、节间长度等)的生长表现受到邻居植物月见草基因型多样性的影响,但是多数影响未达显著水平[14]。

表 3　冷蒿性状与邻居植物(羊草或洽草)性状的 Kendall 等级相关系数及显著性检验(* $P<0.05$, ** $P<0.01$)

Table 3　Significance test and Kendall correlation coefficient between traits of neighboring plant (*L. chinensis* or *K. cristata*) and traits of *A. frigida*

	性状 Trait	冷蒿 *Artemisia frigida*			
		株高 Plant height	地上生物量 Aboveground biomass	地下部生物量 Belowground biomass	总生物量 Total biomass
羊草 *L.chinensis*	地上生物量 Aboveground biomass	-0.04	-0.1	-0.19	-0.09
	地下生物量 Belowground biomass	0.16	-0.12	-0.04	-0.11
	总生物量 Total biomass	-0.07	-0.29	-0.19	-0.35*
	株高 Plant height	0.04	0	-0.17	-0.03
	比叶面积 SLA	0.15	-0.38**	-0.17	-0.35*
	根长 Root length	0.07	-0.15	0.14	0
恰草 *K. cristata*	地上生物量 Aboveground biomass	-0.06	0.06	0.08	0.03
	地下生物量 Belowground biomass	-0.04	-0.02	-0.01	-0.04
	总生物量 Total biomass	-0.02	0.03	-0.09	0.02
	株高 Plant height	0.17	-0.06	-0.06	-0.03
	比叶面积 SLA	0.06	0.06	-0.06	0.07
	根长 Root length	-0.19	-0.1	0.15	-0.1

植物多样性影响邻居植物的内在机制尚没有明确解释,但有一部分学者认为邻居植物基因型多样性可能通过改变种群本身的性状及其变异程度,影响邻居植物与目标植物间的相互作用。本实验中的羊草不同性状的主成份分析结果表明不同的基因型多样性的各性状变异差异很大,羊草种群为 G6 时的性状变异显著大于其 G1 或 G3 时的性状变异(图 2A)。已有的研究中也出现过类似的报道[2,13,32-33]。在同一个体或群落内,比叶面积与植物光合作用能力有关,因此可以用植物比叶面积的变化来衡量植物光资源的利用效率的变化。Lipowssky 等发现随着物种多样性的增加,群落总体的比叶面积显著增加,并且各植物间的比叶面积的变异增大[13]。植物的根系数量和长度与其吸收土壤水分和养分的能力有关。Noguchi 等研究温带阔叶林的物种多样性的生态功能时发现,物种多样性能够通过生态位互补使群落中个体的根系数量和长度差异变大,分析得知物种多样性能够通过提高物种间性状变异,拓宽种群生态位,获取更多可利用资源,更好的适应环境变化[32]。生物量是植物积累能量的主要体现,其在各器官中的分配是植物对环境适应的结果,反映了植物的生长策略[33]。Fridley 等研究在不同物种多样性环境下,植物生物量变异时发现,高多样性的群落生物量变异大于低物种多样性的群落[2]。在本实验中,我们发现羊草总生物量、比叶面积与冷蒿的地上生物量和总生物量呈显著的负相关,而洽草各性状与冷蒿个性状无显著相关性(表 3),这进一步证明羊草基因型多样性影响冷蒿生长的原因是羊草基因型多样性通过改变羊草种群的性状从而影响羊草与冷蒿间的相互作用。

另外,邻居植物的基因型多样性可通过改变目标植物在群落中的相对竞争强度影响植物间相互作用[34-35]。Gruntman 等研究发现入侵物种成功入侵基因型多样性低的群落的几率远远大于入侵基因型多样性高的群落,其原因可能与基因型高的群落中,入侵物种受到本地物种的竞争作用大,资源获取能力低,表现出生长劣势[36]。Cook-Patton 等通过计算不同基因型多样性下目标植物的竞争强度,也证实了上述观点[31]。冷

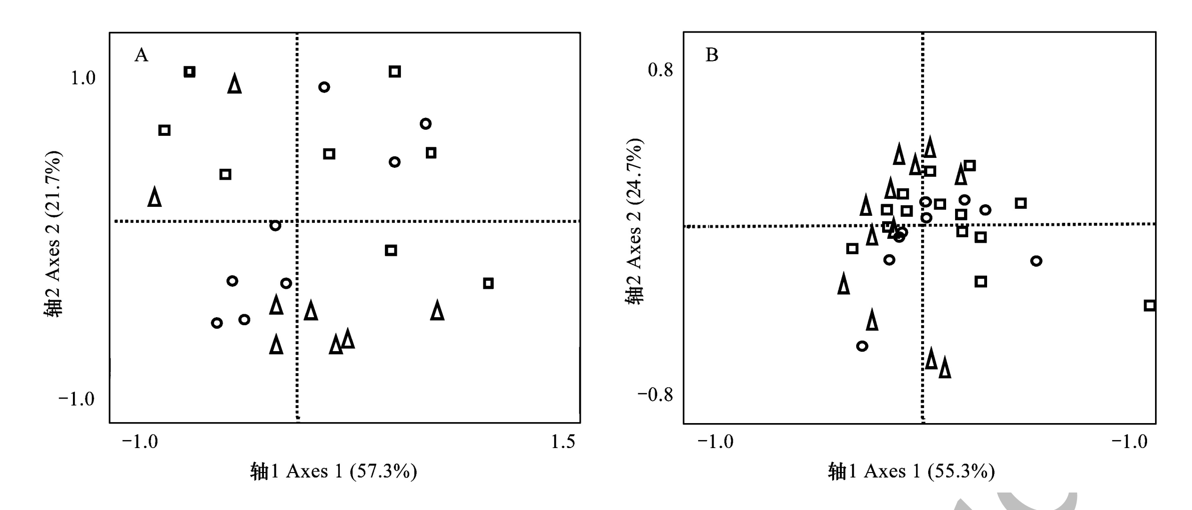


图 2 羊草(A)或 洽草(B) 在不同基因型多样性下的性状 PCA 分析

Fig.2 PCA biplots for traits of *L. chinensis*(A) and *K. cristata* (B) under the 3 levels of genotypic diversity

圆圈、三角形、正方形分别代表基因型数目为 1、3、6 的种群下的个体性状

蒿在邻居物种为羊草时,羊草基因型多样性能显著改变冷蒿的相对竞争强度,证实随着羊草基因型多样性的增加,冷蒿受到羊草的抑制作用显著增大(表 1)。洽草与冷蒿同为群落伴生种,其对冷蒿的生长具有显著影响,冷蒿的相对竞争强度显著大于 0,但这种影响与洽草的基因型多样性无关(表 2)。

羊草作为典型草原的优势种[37-41],其基因型多样性发挥着类似物种多样性的生态功能,羊草基因型多样性对维持种群稳定性、提高种群初级生产力、乃至维持生态系统多样性和稳定性方面都具有非常重要的作用[42-44]。本实验中高基因多样性的羊草种群能提高对冷蒿生长的抑制作用。另外,群落内其他物种(如洽草)在抑制冷蒿生长方面也有显著作用,即维持群落内物种多样性及建群种基因型多样性对减缓草原退化具有重要的生态意义。

参考文献(References):

[1] Cardinale B J. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. Nature, 2011, 472(7341): 86-89.

[2] Fridley J D, Grime J P. Community and ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in grassland microcosms of varying species diversity. Ecology, 2010, 91(8): 2272-2283.

[3] Latta L C IV, Baker M, Crowl T, Parnell J J, Weimer B, DeWald D B, Pfrender M E. Species and genotype diversity drive community and ecosystem properties in experimental microcosms. Evolutionary Ecology, 2011, 25(5): 1107-1125.

[4] Crutsinger G M, Souza L, Sanders N J. Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions. Ecology Letters, 2008, 11(1): 16-23.

[5] Altermatt F, Ebert D. Genetic diversity of *Daphnia magna* populations enhances resistance to parasites. Ecology Letters, 2008, 11(9): 918-928.

[6] Zhu Y Y, Chen H R, Fan J H, Wang Y Y, Li Y, Chen J B, Fan J X, Yang S S, Hu L P, Leung H, Mew T W, Teng P S, Wang Z H, Mundt C C. Genetic diversity and disease control in rice. Nature, 2000, 406(6797): 718-722.

[7] Johnson M T J, Lajeunesse M J, Agrawal A A. Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. Ecology Letters, 2006, 9(1): 24-34.

[8] Connell J H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. The American Naturalist, 1983, 122(5): 661-696.

[9] Goldberg D E, Barton A M. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. American Naturalist, 1992, 139(4): 771-801.

[10] Whitham T G, Young W P, Martinsen G D, Gehring C A, Schweitzer J A, Shuster S M, Wimp G M, Fischer D G, Bailey J K, Lindroth R L, Woolbright S, Kuske C R. Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype. Ecology, 2003, 84(3): 559-573.

[11] Cardinale B J, Matulich K L, Hooper D U, Byrnes J E, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O'Connor M I, Gonzalez A. The functional role of producer diversity in ecosystems. American Journal of Botany, 2011, 98(3): 572-592.

[12] Hooper D U, Chapin FS, Ewel J J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J H, Lodge D M, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad A J, Vandermeer J, Wardle D A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs, 2005, 75(1): 3-35.

[13] Lipowsky A, Schmid B, Roscher C. Selection for monoculture and mixture genotypes in a biodiversity experiment. Basic and Applied Ecology,

2011, 12(4): 360-371.

[14] Parachnowitsch A L, Cook-Patton S C, McArt S H. Neighbours matter: natural selection on plant size depends on the identity and diversity of the surrounding community. Evolutionary Ecology, 2014, 28(6): 1139-1153.

[15] Caldeira M C, Ibáñez I, Nogueira C, Bugalho M N, Lecomte X, Moreira A, Pereira J S. Direct and indirect effects of tree canopy facilitation in the recruitment of Mediterranean oaks. Journal of Applied Ecology, 2014, 51(2): 349-358.

[16] Hughes A R, Inouye B D, Johnson M T J, Underwood N, Vellend M. Ecological consequences of genetic diversity. Ecology Letter, 2008, 11(6): 609-623.

[17] Lankau R A. Rapid evolutionary change and the coexistence of species. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2011, 42(1): 335-354.

[18] Dostál P. Plant competitive interactions and invasiveness: searching for the effects of phylogenetic relatedness and origin on competition intensity. American Naturalist, 2011, 177(5): 655-667.

[19] Seifan M, Tielbörger K, Kadmon R. Direct and indirect interactions among plants explain counterintuitive positive drought effects on an eastern Mediterranean shrub species. Oikos, 2010, 119(10): 1601-1609.

[20] Le Bagousse-Pinguet Y, Liancourt P, Gross N, Straile D. Indirect facilitation promotes macrophyte survival and growth in freshwater ecosystems threatened by eutrophication. Journal of Ecology, 2012, 100(2): 530-538.

[21] 高英志, 汪诗平, 韩兴国, 陈全胜, 王艳芬, 周志勇, 张淑敏, 杨晶. 退化草地恢复过程中土壤氮素状况以及与植被地上绿色生物量形成关系的研究. 植物生态学报, 2004, 28(3): 285-293.

[22] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. Tellus, 1992, 44(2): 81-99.

[23] 李永宏. 内蒙古锡林河流域羊草草原和大针茅草原在放牧影响下的分异和趋同. 植物生态学与地植物学报, 1988, 12(3): 189-196.

[24] 张汝民, 王玉芝, 侯平, 温国胜, 高岩. 几种牧草幼苗对冷蒿茎叶水浸提液化感作用的生理响应. 生态学报, 2010, 30(8): 2197-2204.

[25] 周澎, 王艳荣, 张玮, 张峰. 栽培条件下野生冶草坪用特性初步研究. 内蒙古大学学报: 自然科学版, 2008, 39(1): 92-96.

[26] 王丹. 内蒙古中东部草原羊草(*Leymus chinesis*)种内变异与分化研究[D]. 天津: 南开大学, 2004: 39-41.

[27] 沈禹颖, 李昀, 陆妮. 4 种牧草种间竞争力和种间关系的研究. 草业学报, 2002, 11(3): 8-13.

[28] De Vries F T, Bardgett R D. Plant community controls on short-term ecosystem nitrogen retention. New Phytologist, 2016, 210(3): 861-874.

[29] 朱宗河, 郑文寅, 张学昆. 甘蓝型油菜耐旱相关性状的主成分分析及综合评价. 中国农业科学, 2011, 44(9): 1775-1787.

[30] 李玉水. 随机变量的 Kendall 相关系数的推广. 莆田学院学报, 2009, 16(5): 15-17.

[31] Cook-Patton S C, Mcart S H, Parachnowitsch A L, Thaler J S, Agrawal A A. A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. Ecology, 2011, 92(4): 915-923.

[32] Noguchi K, Nagakura J, Kaneko S. Biomass and morphology of fine roots of sugi (*Cryptomeria japonica*) after 3 years of nitrogen fertilization. Frontiers in Plant Science, 2013, 4(1): 347.

[33] Scurlock J M O, Johnson K, Olson R J. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. Global Change Biology, 2002, 8(8): 736-753.

[34] Cardinale B J, Srivastava D S, Duffy J E, Wright J P, Downing A L, Sankaran M, Jouseau C, Cadotte M W, Carroll I T, Weis J J, Hector A, Loreau M. Effects of biodiversity on the functioning of ecosystems: a summary of 164 experimental manipulations of species richness: Ecology, 2009, 90(3): 854-854.

[35] Hughes A R, Stachowicz J J, Tilman G D. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(24): 8998-9002.

[36] Gruntman M, Pehl A K, Joshi S, Tielbörger K. Competitive dominance of the invasive plant Impatiens glandulifera: using competitive effect and response with a vigorous neighbour. Biological Invasions, 2014, 16(1): 141-151.

[37] 王炜, 刘钟龄, 郝敦元, 梁存柱. 内蒙古草原退化群落恢复演替的研究 Ⅱ. 恢复演替时间进程的分析. 植物生态学报, 1996, 20(5): 460-471.

[38] Johnson M T J, Dinnage R, Zhou A Y, Hunter M D. Environmental variation has stronger effects than plant genotype on competition among plant species. Journal of Ecology, 2008, 96(5): 947-955.

[39] 闫钟清, 齐玉春, 董云社, 彭琴, 孙良杰, 贾军强, 曹丛丛, 郭树芳, 贺云龙. 草地生态系统氮循环关键过程对全球变化及人类活动的响应与机制. 草业学报, 2014, 23(6): 279-292.

[40] 代光烁, 余宝花, 娜日苏, 董孝斌. 内蒙古草原生态系统服务与人类福祉研究初探. 中国生态农业学报, 2012, 20(5): 656-662.

[41] 刘钟龄, 王炜, 郝敦元, 梁存柱. 内蒙古草原退化与恢复演替机理的探讨. 干旱区资源与环境, 2002, 16(1): 84-91.

[42] Bai Y F, Wu J M, Clark C M, Naeem S, Pan Q M, Huang J H, Zhang L X, Han X G. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from Inner Mongolia Grasslands. Global Change Biology, 2010, 16(1): 358-372.

[43] Crawford K M, Rudgers J A. Plant species diversity and genetic diversity within a dominant species interactively affect plant community biomass. Journal of Ecology, 2012, 100(6): 1512-1521.

[44] 申俊芳, 任慧琴, 辛晓静, 徐冰, 高玉葆, 赵念席. 羊草基因型多样性能增强种群对干扰的响应. 生态学报, 2015, 35(23): 7682-7689.